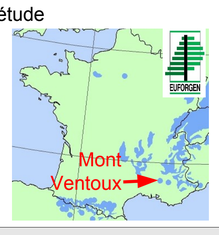
Sources de variations de la masse surfacique (LMA) chez le sapin pectiné : hiérarchisation des effets et conséquences sur l'assimilation carbonée

Olivier Taugourdeau[1], Maxime Cailleret[2], Florence Courdier[2], Sylvie Sabatier[3] et Hendrik Davi[2]

[1] Université Montpellier 2, UMR AMAP (botAnique et bioinforMatique de l'Architecture des Plantes), TA A-51/PS2, Bd. de la Lironde, 34398 Montpellier cedex 5, France. [2] INRA, UR 629, Unité de Recherches Écologie des Forêts Méditerranéennes, Domaine St Paul, Site Agroparc, F-84914 Avignon cedex, France [3] CIRAD, UMR AMAP.

Carte de localisation du site d'étude



Introduction

Le LMA, défini comme le ratio entre la masse sèche et la surface foliaire, est couramment utilisé dans les approches d'écologie fonctionnelle, car il est un bon indicateur de la stratégie de l'espèce (Poorter *et al.* 2009). A l'échelle intraspécifique, le LMA est généralement utilisé comme une mesure simple des capacités photosynthétique de la feuille. C'est pour les mêmes raisons que le LMA est une variable d'entrée critique des modèles de fonctionnement des écosystèmes (Davi *et al.* 2008). Toutefois les variations spatio-temporelles du LMA, à l'exception de sa distribution verticale restent peu étudiée et mal caractérisées (Poorter *et al.* 2009).

L'objectif de cette étude est d'identifier et hiérarchiser les sources de variations du LMA chez le sapin pectiné (*Abies alba* L.). Cela permettra à la fois d'améliorer la qualité des modèles mais aussi des protocoles échantillonnage permettant leur paramétrisation.

Protocole

Pour mener à bien cette étude, deux approches complémentaires ont été menées (**Tableau 1**) sur le versant Nord du Mont Ventoux (**Carte**) où le sapin est en limite sud de l'aire de répartition.

- La première étude a été menée pour hiérarchiser l'effet de l'environnement -altitude et ouverture du milieu- et l'effet de l'architecture -développement et structure- sur les variations entre arbres du LMA chez de jeunes individus (**Partie I: « Jeunes »**).
- La seconde étude a été réalisée pour caractériser spatialement l'évolution du LMA avec l'âge des aiguilles au niveau intra-spécifique et l'intégrer dans CASTANEA (**Partie II: « Adultes »**)

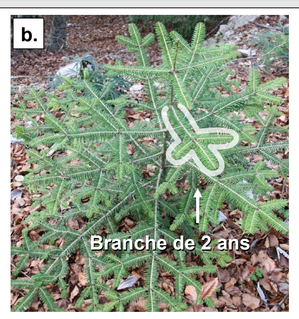
		Jeux de données "Jeunes" (moy.[min-max])				Jeux de données "Adultes" (ensemble des arbres)		
	Altitude (m)	Effectif	Hauteur (m)	Diamètre basal (mm)	Age	Hauteur (m)	Diamètre à 1,30m (cm)	Age
N2	1150	17	1,03 [0,03-2,56]	24,6 [1,76-70]	28,8 [6-45]	10 – 10,2 - 10,6	20,0 – 20,7 - 22,2	41 – 43 - 58
N3	1250	24	1,01 [0,07-2,92]	24,5 [0,88-60,8]	25,3 [3-36]	13 - 14,6	24,4 - 25,5	58 - 61
N4	1350	19	1,33 [0,08-2,81]	31,8 [1,4-55,9]	32,0 [10-43]	11,5 – 11,6 - 12	17,1 – 17,3 - 17,5	45 – 56 - 71

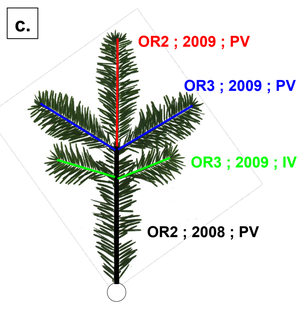
Tableau 1 : Caractéristiques des stations et des arbres mesurés

Partie I (Jeunes) : Hiérarchisation des sources de variations environnementales et architecturales du LMA

a. Ouverture de la canopée moy. (min ; max)

N2	23,0 (9,4 ; 53,5)
N3	22,3 (8,5 ; 40,9)
N4	17,9 (7,0 ; 32,6)





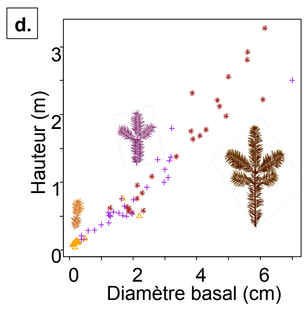
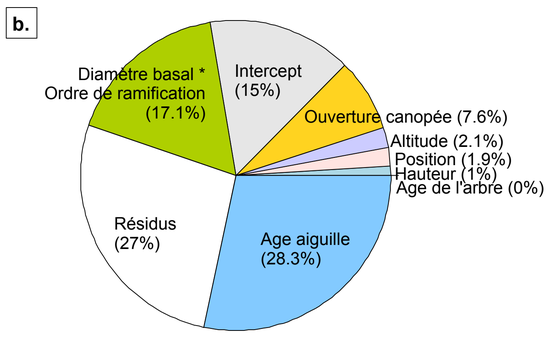


Figure 1 : Estimation de l'environnement lumineux et protocole de mesure : a. caractérisation de l'environnement lumineux de chaque arbre durant l'été 2009 à l'aide de photos hémisphériques ; **b.** positionnement dans l'arbre de la branche prélevée ; **c.** caractérisation des différentes pousses annuelles de la branche (Barthélémy et Caraglio 2007) en fonction de : l'ordre de ramification (OR), l'année d'émission et le positionnement (PV: Pseudo-Verticillaire; IV Inter-Verticillaire), au total 260 pousses annuelles ont été mesurées ; **d.** hauteur et diamètre des 60 arbres mesurés, associée aux différents types de branches rencontrées : **non ramifiées** ou ramifiés **avec** ou **sans interverticillaires**, les proportions sont conservées entre les 3 branches illustrées.

a.

	β	[I.C. 95%]
Intercept	**153.19**	**[120.06 ; 181.88]**
Hauteur (m)	**-8.37**	**[-18.37 ; -0.33]**
Position (PV→IV)	**-9.14**	**[-12.58 ; -5.44]**
Age de l'arbre	-0.03	[-0.30 ; 0.24]
Altitude (m)	**-0.04**	**[-0.07 ; -0.02]**
Age aiguille (de l'année→1an)	**34.95**	**[31.36 ; 38.33]**
Ouverture canopée (en %)	**0.62**	**[0.44 ; 0.80]**
Diamètre basal (cm)	**19.67**	**[15.66 ; 24.15]**
Ordre de ramification (2→3)	-0.06	[-4.04 ; 5.80]
Interaction: Diamètre basal * Ordre de ramification	**-3.10**	**[-4.84 ; -1.91]**



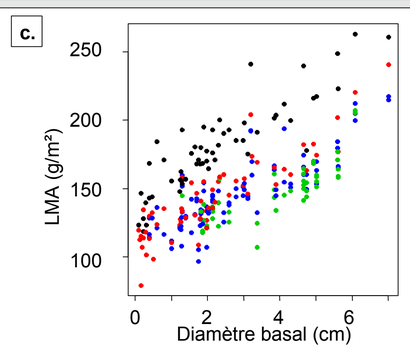


Figure 2: Effet de l'environnement et de l'architecture sur le LMA. a. estimation de chacun des paramètres, du modèle linéaire mixte, ainsi que l'intervalle de confiance à 95% associé (obtenu *via* bootstrap). Les effets significatifs (i.e. 0 est exclu de l'intervalle de confiance) sont donnés en gras. **b.** Hiérarchisation de l'effet de chaque variable sur la variabilité du LMA : cette décomposition de la variance (Type III) est réalisé sur un modèle ne possédant que les effets fixes, la présence d'effets aléatoires rendant ce calcul complexe. **c.** Lien entre le LMA, le diamètre basal, le vieillissement des aiguilles et l'architecture. Les codes couleurs sont identiques à la Fig x c.

Comme cela a fréquemment été mit en évidence (Poorter *et al.* 2009) le LMA augmente avec l'environnement lumineux et l'aridité du milieu, plus forte à basse altitude. Toutefois, ces effets sont beaucoup plus faibles que d'autres (**Fig 2b**):

•Le vieillissement des aiguilles (**Fig 2c** : points noirs *vs.* rouges) qui est discuté dans la **Partie II**.

•Le diamètre basal, indicateur du développement de l'arbre, a également un effet fort (**Fig 2**). Cela met en évidence une augmentation du LMA avec l'ontogénie, indépendamment de l'environnement lumineux.

•Les résultats sur l'ordre de ramification vont dans le sens d'un LMA plus faible sur les axes les plus périphériques (**Fig 1 et 2**). Si le lien entre LMA et assimilation potentielle est conservé, cela irait dans le sens d'une efficacité plus grande pour les axes spécialisés dans l'assimilation : notion de rameau court (Barthélémy et Caraglio, 2007).

Le LMA a donc tendance a augmenter avec la vigueur de l'axe en lien avec l'ontogénie et la structure. Cela étant confirmé par le LMA plus faible des axes inter-verticillaires qui sont moins vigoureux (résultats non présentés) que les pseudo-verticillaires. La compréhension du développement architectural semble donc un cadre d'étude pertinent pour structurer les variations du LMA chez le sapin pectiné.

Partie II (Adultes) : Caractérisation spatiale de l'évolution du LMA au cours du temps et modélisation

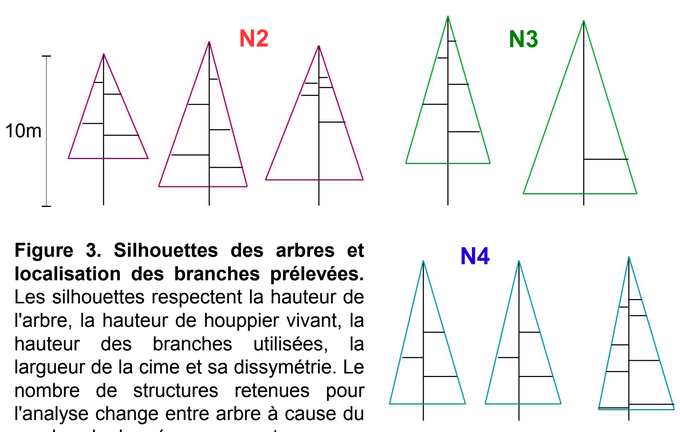
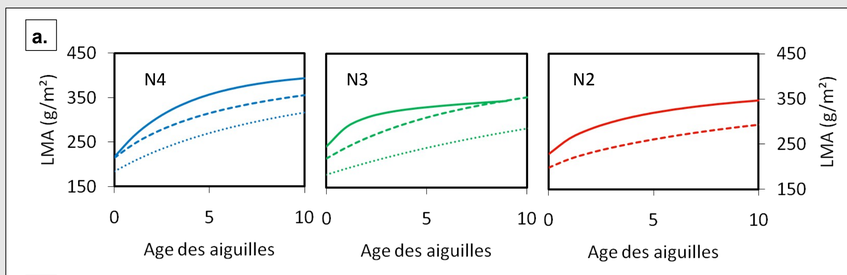


Figure 3. Silhouettes des arbres et localisation des branches prélevées. Les silhouettes respectent la hauteur de l'arbre, la hauteur de houppier vivant, la hauteur des branches utilisées, la largeur de la cime et sa dissymétrie. Le nombre de structures retenues pour l'analyse change entre arbre à cause du nombre de données manquantes.



b.

	Distance à la cime (m)	Distance à l'extérieur du houppier (m)	Altitude (m)
Asym	NS	NS	NS
α	-0.04 *	-0.28 *	NS
Ord	-6.80 ***	NS	+0.05 ·

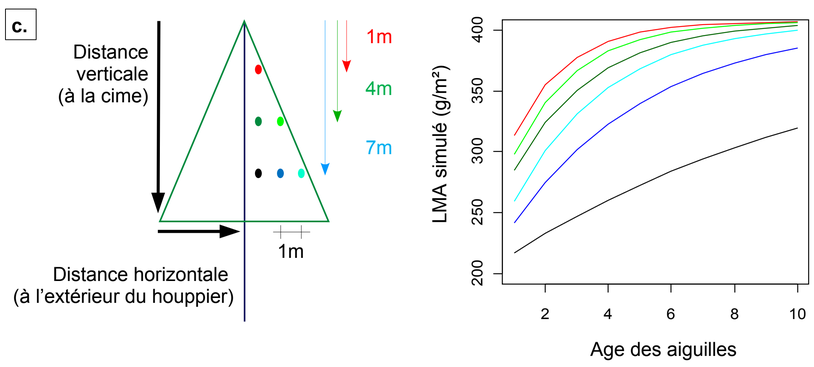


Figure 5: Effet de l'altitude et de l'emplacement dans le houppier sur l'évolution du LMA avec l'âge des aiguilles. a. évolution du LMA simulé selon l'altitude (**Tableau 1**) et l'emplacement vertical dans le houppier (ligne pleine: 1/3 supérieur; pointillés: milieu; tiretés: 1/3 inférieur du houppier). **b.** impact des 3 variables étudiées sur les paramètres du modèle. **c.** simulation de l'augmentation du LMA avec l'âge des aiguilles selon 6 emplacements dans le houppier (de **aiguilles de lumière** à **aiguilles d'ombre**)

a. $$LMAsim = Asym - beta1 . \exp^{\alpha . age}$$

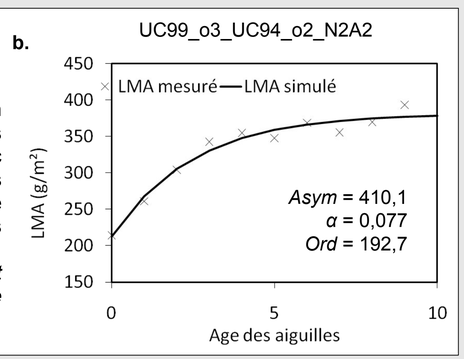


Figure 4. Modélisation du vieillissement des aiguilles. a. équation du modèle utilisé avec : *Asym* la valeur maximale de LMA (i.e. aiguilles âgées), *α* la pente : plus *α* est élevée, plus le LMA augmente vite avec l'âge de l'aiguille et *Ord* (= *Asym – beta1*) qui correspond au LMA des aiguilles de l'année en cours (age=0) ; **b.** Comparaison des valeurs de LMA mesurées et simulées par le modèle, Exemple (courbe et valeurs de paramètres) avec le rameau UC99_o3_UC94_o2_N2A2.
NB: L'augmentation du LMA avec l'âge de l'aiguille est un vrai effet vieillissement. Les résidus du modèle intègrent les erreurs de mesure et l'effet de l'année de création de l'aiguille

Effet du vieillissement des aiguilles

Le vieillissement des aiguilles est associé à une augmentation du LMA qui est de moins en moins importante avec l'âge des aiguilles (**Fig 4**). Pour des aiguilles de lumière, cette augmentation est de l'ordre de 35g/m² la première année : la même valeur a été trouvée sur les jeunes (**Fig 2**). De précédentes mesures de LMA d'aiguilles émises en 2007 réalisées en 2007 et en 2009 (résultats non présentés) ont indiquées une augmentation de LMA du même ordre. Cet effet est donc un réel effet vieillissement : il n'y a pas ou peu d'effet date.

Cette augmentation de LMA est associé à une accumulation de composés secondaires et un épaississement des parois cellulaires réduisant la diffusion du CO2 dans la phase liquide et donc une diminution de l'assimilation potentielle.

Effet de la position dans le houppier

Comme pour les jeunes (**Partie I**), le LMA augmente avec la quantité de lumière disponible, c'est-à-dire en s'approchant de la cime et de l'extérieur du houppier. Alors que chez les jeunes, l'effet de l'environnement lumineux est secondaire (**Fig 2**), il est prépondérant chez les adultes : L'emplacement vertical de l'aiguille impacte fortement son LMA initial et, dans une moindre mesure, l'importance de l'augmentation du LMA avec l'âge de l'aiguille, celle-ci étant majoritairement contrôlée par son emplacement horizontal (**Fig 5**). Ces augmentations de LMA sont associés à une augmentation de la photosynthèse brute car liée à une augmentation du nombre de chloroplastes par unité de surface (**Fig 6**).

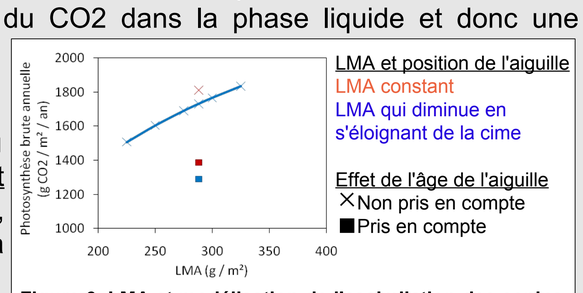


Figure 6. LMA et modélisation de l'assimilation des sapins du Mont Ventoux (moyenne 1968-2007) **:** Sensibilité de la photosynthèse brute annuelle estimée par le modèle CASTANEA (Dufrêne *et al.* 2005) à (i) la calibration du LMA (testé entre 225 et 325 g/m²) ; (ii) la prise en compte de la variabilité intra-spécifique du LMA : position verticale (**Partie II**) et (iii) Prise en compte de l'évolution des propriétés de l'aiguilles avec l'age (LMA, Vcmax, Nfoliaire).

Variation du LMA et modélisation de l'assimilation carbonée

Comme cela avait déjà été mit en évidence (Davi *et al.* 2008), la modélisation du fonctionnement de la canopée est sensible au LMA (**Fig 6**). La prise en compte des variations du LMA avec le vieillissement des aiguilles et la position verticale dans le couvert montrent clairement l'importance de les prendre en compte pour la modélisation des flux de carbone via des modèles écophysiologiques basés sur les processus.

Conclusion

Cette étude met en évidence la grande variabilité du LMA chez les sapins du Mont Ventoux (du simple au triple) mais également que **cette variabilité est fortement structurée à la fois dans le temps et l'espace**. Une part de cette structuration a pu être intégré dans un modèle de canopée (CASTANEA), toutefois certaines sources de variabilités non négligeables (ordre de ramification et position horizontal dans le houppier) nécessiteraient une prise en compte de l'architecture du sapin par ce type de modèles.

Bibliographie
Davi H, Barbaroux C, Dufrene E, François C, Montpied T, Breda N, Badeck F. 2008 Modelling leaf mass per area in forest canopy as affected by prevailing radiation conditions *Ecol Model* 211 339-349. Dufrene E, Davi H, François C, Lemaire G, Le Dantec V, Granier A. 2005 Modelling carbon and water cycle in a beech forest. Part One : Model description and uncertainty analysis on modeled NEE *Ecol Model* 185 407-436. Barthélémy, D., et Y. Caraglio. 2007. Plant architecture: A dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. *Ann Bot-London Ann Bot-London* 99, n°. 3 (Mars): 375-407. Poorter, H., U. Niinemets, L. Poorter, I.J. Wright, et R. Villar. 2009. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. *New Phytol* 182, n°. 3: 565-588.